

Relaciones cultivo-silvestre en la era de la biotecnología: el girasol en Argentina

Mónica Poverene

*Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur y CERZOS-CONICET,
8000 Bahía Blanca*

poverene@criba.edu.ar

ABSTRACT

Agricultural biotechnology pushed the attention towards the relationships between crops and their wild relatives, since hybridization, gene flow, and crop-wild hybrid fitness can be means of transgene escape and ecosystem modification. This is a review of some studies on sunflower and two wild *Helianthus* species native to North America that naturalized in Argentina. Both are diploids, annuals, and sexually compatible with cultivated sunflower. Their distribution overlaps the sunflower crop area in the central region of the country; they present a high diversity, and behave as invaders. Wild-crop gene flow was estimated and fitness modification of the hybrid progenies was assessed. Wild *Helianthus* species form also hybrid zones. As a germplasm source, both could provide valuable traits for sunflower breeding.

Key words: hybridization, gene flow, biological fitness, germplasm, transgenic crops

RESUMEN

La biotecnología agrícola ha vuelto la atención hacia las relaciones entre los cultivos y sus parientes silvestres debido a que la hibridación, el flujo génico y la aptitud biológica de los híbridos cultivo-silvestre pueden representar vías de escape de transgenes y de modificación del ecosistema. Aquí se revisa una serie de estudios acerca del girasol y dos especies silvestres de *Helianthus* originarias de América del Norte que se han naturalizado en Argentina. Ambas son diploides, anuales y sexualmente compatibles con el girasol doméstico. Su distribución se superpone con el área de cultivo de girasol en la región central del país; presentan gran diversidad y se comportan como invasoras. Se estimó el flujo génico con el girasol cultivado y se comprobó la modificación de la aptitud biológica de los descendientes de hibridación. Las especies silvestres de *Helianthus* forman también zonas híbridas. Como fuente de germoplasma, ambas podrían aportar rasgos valiosos para el mejoramiento genético del girasol.

Palabras clave: hibridación, flujo génico, aptitud biológica, germoplasma, transgenes

DESARROLLO

Al cabo de 15 años de la primera siembra comercial de un cultivo transgénico (soja tolerante a glifosato, en 1996), Argentina continúa en segundo lugar a nivel mundial en el uso de biotecnología agrícola, lo cual marcó una transformación sin precedentes en la agricultura argentina. La producción comercial de variedades genéticamente modificadas (GM) se ha limitado a tres cultivos: soja, maíz y algodón. No obstante, varias otras especies han sido ensayadas, entre las que se destaca el girasol con 76 liberaciones entre 1994 y 2008 (www.minagri.gob.ar/SAGPyA/areas/biotecnologia).

Una de las claves de ese posicionamiento mundial ha sido la fortaleza del sistema regulatorio argentino, que tiene como instancia de evaluación y consulta a la Comisión Nacional Asesora de Biotecnología Agropecuaria (CONABIA). La evaluación del riesgo para el ambiente de cualquier producto GM es uno de los requisitos, ya que el flujo génico entre un cultivo GM y sus parientes silvestres es una potencial vía de escape de transgenes. En el caso de los cultivos con autorización comercial, no existen especies silvestres compatibles en el territorio nacional. En tanto, hay parientes silvestres de otros cultivos, entre ellos colza, papa y girasol.

En 1999 CONABIA impulsó un estudio del impacto que tendría el flujo génico desde variedades GM de girasol, *Helianthus annuus* var. *macrocarpus* hacia parientes silvestres sexualmente compatibles originarios de América del Norte y naturalizados en Argentina (CONABIA Memoria2000.htm). Ese fue el punto de partida de una investigación que ya lleva una década.

Las actividades comenzaron en enero de 2000 mediante una colaboración entre investigadores de la Unidad Integrada Balcarce (Ings. Raúl Rodríguez, Teresa Salaberry y Mercedes Echeverría) y el Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional de Sur (Ing. Miguel Cantamutto, Dra. Alicia Carrera y la autora) con el apoyo de cinco compañías de semillas. Los primeros viajes de exploración se basaron en un informe interno de CONABIA (González Roelants *et al.*, 1997) y rápidamente se hizo evidente que se trataba de una situación compleja. Encontramos dos especies adventicias de *Helianthus* naturalizadas en la región central del país, que parecían estar en activa expansión. Ambas son

anuales, diploides ($x=17$) y sexualmente compatibles con el girasol domesticado. *H. petiolaris* había sido previamente descrita por Covas (1966), mientras que no había registros de *H. annuus* sp. *annuus*; sino que las descripciones de plantas espontáneas de *H. annuus* correspondían a voluntarios y sus descendientes (Cabrera, 1963, 1974). La nuestra fue la primera descripción de esa especie y su distribución geográfica, así como la distribución de *H. petiolaris* y la descripción de formas atípicas en poblaciones de ambas especies silvestres (Poverene *et al.*, 2002). Estimamos que un 50% del área dedicada al cultivo de girasol coincidía con el área de dispersión de esas especies en el país. Parte de la información generada fue incluida en un informe técnico producido por ASAGIR sobre el probable impacto de utilización de variedades transgénicas de girasol (Fonseca *et al.*, 2004).

Los ensayos de campo comenzaron por caracterizar en jardín común los materiales silvestres recolectados en los viajes, tanto de especies puras como de plantas atípicas que, sospechábamos, podían ser productos de hibridación cultivo-silvestre (Alonso Roldán, 2004; Presotto, 2004, 2005). Las especies anuales de *Helianthus* han sido extensamente estudiadas por el Dr. Loren H. Rieseberg, convirtiéndose en un modelo de evolución reticulada (<http://www3.botany.ubc.ca/rieseberglab/>). El análisis de la estructura poblacional mediante marcadores isoenzimáticos mostró que la diversidad genética argentina era levemente menor a la del centro de origen para ambas especies, descartando asimismo efectos fundadores (Poverene *et al.*, 2004b). El estudio comparativo de materiales de Argentina con una colección de entradas de ambas especies silvestres de *Helianthus* de diversas regiones geográficas de EE. UU., gentilmente provista por Gerald J. Seiler, de USDA-ARS Fargo, ND señaló similitudes entre algunas poblaciones que podrían indicar su origen (Salomón, 2008; Presotto *et al.* 2009). El ensayo en jardín común confirmó que *H. annuus* no sólo no mostraba efectos fundadores, sino que los materiales argentinos representaban tres cuartas partes de la variabilidad presente en la especie en su centro de origen (Cantamutto *et al.* 2010a). Paralelamente, estudiamos los patrones de distribución geográfica y los factores ecológicos asociados a cada especie (Poverene *et al.*, 2008; Cantamutto *et al.* 2008a) así como algunos rasgos particulares (Gutierrez *et al.*,

2009b). No existen registros oficiales de entrada de esas especies exóticas al país, pero mejoradores de girasol como Bauer (1991), Bertero de Romano y Vázquez (2003) y A. Luciano (com. pers.) aportaron datos clave para esclarecer su origen. A partir de un sitio de entrada documentado para cada una, *H. annuus* en el sur de Córdoba y *H. petiolaris* en el este de La Pampa, parecen haber difundido siguiendo gradientes ecológicos. El factor antrópico ha sido decisivo en la difusión de los *Helianthus* silvestres, pero esta no puede atribuirse a escapes desde estaciones experimentales dedicadas al mejoramiento del girasol (Cantamutto *et al.* 2010b). La constante expansión observada durante 10 años permitió calificarlas como invasoras exóticas y predecir su interferencia con el cultivo, especialmente con la producción de semilla de girasol (Cantamutto *et al.* 2007, 2008c). Su capacidad de invasión se explica en parte por su diversidad genética, la cual les conferiría la plasticidad necesaria para establecerse en nuevos hábitats. No obstante, eso se contrapone al potencial cuello de botella que debió significar un único punto de entrada, lo que continúa siendo un interrogante. Una explicación alternativa de la variabilidad de ambas especies silvestres sería la recombinación genética que pudieran haber experimentado luego de su entrada al país.

Una muestra de plantas atípicas halladas en poblaciones naturales se sometió a pruebas de progenie en el campo experimental. Sus descendientes mostraron segregación de numerosos caracteres morfológicos, esterilidad parcial y anomalías en el desarrollo, confirmando la hibridación espontánea entre ambas especies silvestres y el girasol cultivado en toda el área de contacto (Poverene *et al.*, 2004a,b, 2006; Ureta *et al.*, 2008a). Sin embargo, para estimar la tasa de flujo génico fueron necesarios ensayos de campo específicos. En el caso de *H. annuus*, la identidad genética entre los taxa silvestre y cultivado requirió de marcadores moleculares para identificar la progenie híbrida en un ensayo de campo donde parcelas de plantas silvestres se colocaron a distancias crecientes de un lote de girasol cultivado, desde 3m hasta 1000m. Se utilizó una variante de la enzima fosfatasa ácida presente en la variedad cultivada y ausente en la población silvestre, para detectar la progenie híbrida silvestre-cultivo mediante el patrón heterocigoto (Ureta *et al.*, 2008b). Se determinó una tasa de hibridación promedio del

7%, aunque es probable que el flujo génico se subestimara ligeramente en las condiciones del ensayo de campo, por lo que no diferiría del estimado para América del Norte (Arias y Rieseberg, 1994). Por otra parte, *H. petiolaris* presenta suficientes diferencias morfológicas con *H. annuus* var. *macrocarpus* como para permitir la identificación visual de híbridos interespecíficos (Basualdo, 2007). Ambas especies difieren también en 11 inversiones y translocaciones cromosómicas (Burke *et al.*, 2004), de modo que el flujo génico pudo estimarse en base a criterios morfológicos y de fertilidad, resultando del 0,3 al 0,5% (Gutierrez *et al.*, 2010). Aunque estas tasas pueden parecer bajas, la gran extensión cultivada con girasol en Argentina y la densidad de plantas silvestres determinarían una producción de miles de millones de híbridos cultivo-silvestre por campaña agrícola. En ambas especies silvestres se comprobó flujo génico bidireccional, permitiendo la introgresión tanto en poblaciones silvestres como en cultivadas (Ureta *et al.*, 2008b; Gutierrez *et al.* 2010).

La introgresión de genes del cultivo provoca una modificación de la aptitud biológica en las poblaciones silvestres. En ambas especies, los híbridos silvestre-cultivo de primera generación mostraron una aptitud biológica significativamente menor que plantas de la respectiva población silvestre. Sin embargo, los parámetros de aptitud (dormición, germinación, número de capítulos y producción de semilla, entre otros) se recuperaron en las subsiguientes generaciones, especialmente en las retrocruzas hacia el genitor silvestre (Gutierrez y Poverene, 2008; Gutierrez *et al.*, 2009; Gutierrez, 2010; Ureta, 2010). Al mismo tiempo se comprobó que los genes del girasol cultivado se conservaban en las poblaciones silvestres, afectando la resistencia de las plantas a enfermedades fúngicas e insectos (Gutierrez, 2010) y la tolerancia a herbicidas (Ureta, 2010).

Los estudios ecológicos y genéticos de la relación cultivo-silvestre en *Helianthus* llevaron naturalmente a estudiar las consecuencias que tendría el flujo génico entre estas especies sobre la producción de girasol y el ambiente, especialmente la interferencia de las especies silvestres sobre cultivos de verano y la transmisión de genes de tolerancia a herbicidas del tipo de las imidazolinonas a las poblaciones silvestres. En efecto, las variedades de girasol Clearfield® poseen genes que confieren

resistencia a esos herbicidas (Bruniard y Miller, 2001). Se investigaron cinco poblaciones de *H. annuus* silvestre, representantes de las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos, La Pampa, Mendoza y Córdoba, hallando un promedio de 2% de plantas naturalmente resistentes a imazapir. Muestras de las mismas poblaciones polinizadas por un cultivar de girasol Clearfield aumentaron la proporción de plantas resistentes a un 38% en promedio en la primera generación, afectando asimismo su aptitud biológica (Ureta, 2010).

Las dos especies silvestres de *Helianthus* son simpátricas en algunas localidades de Argentina central. La estabilidad de esas zonas híbridas es precaria, dado que se encuentran en regiones agrícolas y por ello, sometidas a rotaciones y decisiones agronómicas. En los últimos años hemos descrito tres de tales zonas (datos comunicados solamente en congresos) y establecido ensayos para interpretar su evolución. En EEUU, donde existen numerosas zonas híbridas entre *H. annuus* y *H. petiolaris*, se ha demostrado que otras tres especies anuales han surgido de ellas por evolución homoploide (Ungerer et al., 1998; Welch y Rieseberg, 2002; Gross et al., 2003; Sapir et al., 2007). Dada la similitud de los procesos que han experimentado esas taxa en el hemisferio norte y en Argentina, resulta de interés el análisis de la estructura poblacional de las zonas híbridas en el país.

Las especies silvestres de *Helianthus* constituyen una fuente de germoplasma para el mejoramiento del girasol cultivado, al que han aportando numerosos caracteres de resistencia a enfermedades y androesterilidad (Jan y Seiler, 2007). Las poblaciones argentinas se han adaptado a condiciones locales por lo que podrían haber desarrollado resistencia a factores bióticos y abióticos transferibles al girasol mediante cruzamientos convencionales. Las observaciones *in situ* y *ex situ* de los materiales de *Helianthus* condujeron a nuevos ensayos de campo para evaluar tolerancia a frío y sequía, así como composición de ácidos grasos y resistencia a virus (Cantamutto et al. 2008a; Mailo et al. 2008). La incorporación de caracteres del girasol silvestre al cultivado mediante cruzamientos es un objetivo de largo alcance, debido a las dificultades que entraña la recuperación del genotipo domesticado luego de la hibridación. Sin embargo, la biotecnología ofrece herramientas que podrían acortar significativamente

el tiempo necesario para lograr ese objetivo. La integración de técnicas genómicas y de mejoramiento convencional depende de la interacción de diversos grupos de investigación en girasol que actualmente conforman uno de los Programas de Áreas Estratégicas (PAE) de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

Los eventos transgénicos de girasol autorizados en Argentina incluyen resistencia a lepidópteros, resistencia a enfermedades fúngicas, tolerancia a glifosato y a glufosinato de amonio (<http://www.minagri.gob.ar/SAGPyA/areas/biotecnologia/50-evaluaciones>). La información generada confirma que en las regiones donde las poblaciones silvestres de *Helianthus* conviven con el cultivo, el riesgo de escape de transgenes es muy alto. Sin embargo, el uso de variedades transgénicas podría beneficiar considerablemente al cultivo de girasol. Las consecuencias de la adquisición de transgenes por las poblaciones silvestres y su potencial impacto ambiental deberían analizarse y anticiparse a fin de evitar derivaciones no deseadas del uso de biotecnología en este cultivo (Cantamutto y Poverene, 2007; 2010). De esa forma, en el futuro será posible realizar consideraciones agroecológicas para contribuir junto con criterios económicos y comerciales, a la toma de decisiones sobre la autorización comercial de variedades GM de girasol.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido (y continúa siendo) desarrollada con fondos de ANPCYT, PICT 2000-9881, PICT 2006-2286, PAE-PICT 3710020 y de SECYT-UNS, proyectos 24A/106, 24A/140 y 24A/160.

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso Roldán, V. (2004) Análisis de la variabilidad y estructura poblacional en *Helianthus petiolaris* Nutt. Tesis de graduación de Licenciatura en Ciencias Biológicas, UN Sur.
- Arias, D. M., Rieseberg, L. H. (1994) Gene flow between cultivated and wild sunflowers. *Theor. Appl. Genet.* 89: 655-660.
- Basualdo, J. (2007) Caracterización de híbridos entre *Helianthus petiolaris* y girasol cultivado, *Helianthus annuus*. Tesis de graduación de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Univ. Nac. Sur.

- Bauer, H. A. (1991) Cuarenta años en el mejoramiento del girasol (*Helianthus annuus* L.) en Argentina 1947-1987. *Helia* 14: 63-68.
- Bertero de Romano, A., Vazquez, A. N. (2003) Origin of the Argentine sunflower varieties. *Helia* 26: 127-136.
- Bruniard, J. M., Miller, J. F. (2001) Inheritance of imidazolinone herbicide resistance in sunflower. *Helia* 24:11-16.
- Burke, J. M., Lai, Z., Salmaso, M., Nakazato, T., Tang, S., Heesacker, A., Knapp, S. J., Rieseberg, L. H. (2004) Comparative mapping and rapid karyotypic evolution in the genus *Helianthus*. *Genetics* 167: 449-457.
- Cabrera, A. L. (1963) Flora de la Provincia de Buenos Aires, Parte VI: Compuestas. Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- Cabrera, A. L. (1974) Compositae. En: Flora Ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte VI. (Dir. A. Burkart.) Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- Cantamutto, M., Poverene, M. (2007) Genetically modified sunflower release: Opportunities and risks. *Field Crops Res.* 101: 133-144.
- Cantamutto, M., Poverene, M. (2010) The transgenic sunflower: In: *Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower*, Chapter 9. (Series Editor Chittaranjan Kole. Volume-editor Jinguo Hu, Gerald Seiler and Chittaranjan Kole) CRC Press.
- Cantamutto, M., Presotto, A., Poverene, M., Rivas, J., Matarazzo R., Renzi J. (2007) *Helianthus* que amenazan la producción de girasol en el Valle Bonaerense del Río Colorado. Bol. Técn. Nº16 EEA Hilario Ascasubi. Ediciones del INTA.
- Cantamutto, M., Alvarez, D., Presotto, A., Fernandez-Moroni, I., Seiler, G., Poverene, M. (2008a) Seed morphology and oil composition of wild *Helianthus annuus* from Argentina. *Proceed. 17th Intern. Sunflower Conf.*, Cordoba, Spain: 703-708.
- Cantamutto, M., Poverene, M., Peinemann, N. (2008b) Multi-scale analysis of two annual *Helianthus* species naturalization in Argentina. *Agric. Ecosys. Envir.* 123: 69-74.
- Cantamutto, M., Presotto, A., Renzi, J.P., Poverene, M. (2008c) Preventing botanical contamination risk of sunflower hybrid seed in the Valle Bonaerense del Río Colorado, Argentina. *Proceed. 17th Intern. Sunflower Conf.*, Cordoba, Spain: 697-702.
- Cantamutto, M., Presotto, A., Fernandez Moroni, I., Alvarez, D., Poverene, M., Seiler, G. (2010a) High infraspecific diversity of wild sunflowers (*Helianthus annuus* L.) naturally developed in central Argentina. *Flora* 205: 306-312.
- Cantamutto, M.A., Torres, L.I., Presotto, A., Gutierrez, A., Ureta, S., Poverene, M. (2010b) Migration pattern suggested by terrestrial proximity as possible origin of wild annual *Helianthus* populations in central Argentina. *Biol. Invas.* 12(3):541-551.
- Covas, G. (1966) Antófitas nuevas para la flora pampeana. *Apuntes para la Flora de La Pampa* 22: 88.
- Fonseca, E. A., López Bilbao, M., Luders, M. L., Nogués, J. J., Parsons, A. T., Regúnaga, M., Sturzenegger, A. C. (2004) Estudio sobre el impacto económico de la eventual utilización de eventos transgénicos de girasol en Argentina. ASAGIR Cuadernillo Informativo, <http://www.asagir.org.ar/asagir2008/publications.asp>
- González Roelants, G., Vicien, C., Gherza, C., León, A. (1997) El girasol en la República Argentina. Influencia de las especies silvestre. Informe preparado para la CONABIA, 21p.
- Gross, B. L., Schwarzbach, A. E., Rieseberg, L. H. (2003) Origin(s) of the diploid hybrid species *Helianthus deserticola* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 90: 1708-1719.
- Gutierrez, A. (2010) Caracterización y aptitud biológica de híbridos entre girasol cultivado y la especie silvestre *Helianthus petiolaris*. Tesis de Doctorado en Biología, Dep. Estudios de Postgrado Univ. Nac. Sur.
- Gutierrez, A., Poverene, M. (2008) Germinación y dormición en girasol silvestre (*Helianthus petiolaris*) y cruza con girasol cultivado. *Análisis de Semillas* 2: 97-101.
- Gutierrez, A., Cantamutto, M., Poverene, M. (2009a) Impacto de genes del cultivo en poblaciones silvestres. *AgroUNS. VI* (12): 9-10.

- Gutierrez, A., Delucchi, C., Poverene, M. (2009b) Inheritance of disc flower color in *Helianthus petiolaris* Nutt. *Helia* 32: 51-58.
- Gutierrez, A., Carrera, A., Basualdo, J., Rodriguez, R., Cantamutto, M., Poverene, M. (2010) Gene flow between cultivated sunflower and *Helianthus petiolaris* (Asteraceae). *Euphytica* 172: 67-76.
- Jan, C. C., Seiler, G. J. (2007) Sunflower. In: Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement. Oilseed crops (Vol. 4) (Singh R.J., ed) CRC Press, Boca Raton, 103-165.
- Mailo, D., Poverene, M., Giolitti, F., Lenardon, S. (2008) Differential gene expression in SuCMoV tolerant and susceptible sunflower lines. *Proceed. 17th Intern. Sunflower Conf., Cordoba, Spain*: 635-640.
- Poverene, M. M., Cantamutto M. A., Carrera, A. D., Ureta, M. S., Salaberry, M. T., Echeverría, M. M., Rodríguez, R. H. (2002) El girasol silvestre (*Helianthus* spp.) en la Argentina: Caracterización para la liberación de cultivares transgénicos. *Rev. Invest. Agrop.* 31: 97-116.
- Poverene, M., Carrera, A., Cantamutto, M., Ureta, S., Delucchi, C., Alonso Roldan, V., Basualdo, J. (2004a) *Helianthus petiolaris* in Argentina and spontaneous hybridization with cultivated sunflower. *Proceed. 16th. Intern. Sunflower Conf., Fargo ND, Vol. II*: 741-746.
- Poverene, M., Carrera, A., Ureta, S., Cantamutto, M. (2004b) Wild *Helianthus* species and wild-sunflower hybridization in Argentina. *Helia* 27: 133-142.
- Poverene, M., Cantamutto, M. A., Carrera, A., Ureta, S., Alvarez, D., Alonso Roldán, V., Presotto, A., Gutiérrez, A., Luis, S., Hernández, A. (2006) Wild sunflowers research in Argentina, *Helia* 29: 65-76.
- Poverene, M., Cantamutto, M., Seiler, G. J. (2008) Ecological characterization of wild *Helianthus annuus* and *H. petiolaris* germplasm in Argentina. *Plant Genet. Res.* 7: 42-49.
- Presotto, A. D. (2004) Caracterización morfológica y fenológica de poblaciones silvestres de girasol: *Helianthus annuus annuus* L. Tesis de graduación de Ingeniería Agronómica, Univ. Nac. Sur.
- Presotto, A. D. (2005) Dispersión y caracterización fenotípica de poblaciones argentinas de *Helianthus annuus* spp. *annuus*. Tesis de Magister en Ciencias Agrarias, Dep. Estudios de Postgrado Univ. Nac. Sur.
- Presotto, A., Cantamutto, M., Poverene, M., Seiler, G. (2009) Phenotypic diversity in wild *Helianthus annuus* from Argentina *Helia* 32: 37-49.
- Salomón, D. G. (2008) Caracterización fenotípica de poblaciones argentinas y norteamericanas de *Helianthus petiolaris* Nutt. Tesis de graduación de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Univ. Nac. Sur.
- Sapir, Y., Moody, M. L., Brouillette, L. C., Donovan, L. A., Rieseberg, L. H. (2007) Patterns of genetic diversity and candidate genes for ecological divergence in a homoploid hybrid sunflower, *Helianthus anomalus*. *Mol. Ecol.* 16: 5017-5029.
- Ungerer, M. C., Baird, S., Pan, J., Rieseberg, L. H. (1998) Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 95: 11757-11762.
- Ureta, M. S. (2010) Flujo génico entre el girasol cultivado y silvestre en Argentina. Tesis de Doctorado en Agronomía, Dep. Estudios de Postgrado Univ. Nac. Sur.
- Ureta, S., Cantamutto, M., Carrera, A., Delucchi, C., Poverene, M. (2008a) Natural hybrids between cultivated and wild sunflowers in Argentina, *Gen. Res. Crop Evol.* 55: 1267-1277.
- Ureta, M. S., Carrera, A. D., Cantamutto, M. A., Poverene, M. M. (2008b) Gene flow among wild and cultivated sunflower, *Helianthus annuus* L. in Argentina. *Agric. Ecosys. Envir.* 123: 343-349.
- Welch, M. E., Rieseberg, L. H. (2002) Habitat divergence between a homoploid hybrid sunflower species, *Helianthus paradoxus* (Asteraceae), and its progenitors. *Am. J. Bot.* 89: 472-478.

- Received 19/05/2010

- Accepted 8/07/2010